Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 1	S. 75—91	Bonn, März 1991

Der Schädel mitteleuropäischer Coregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*)

Axel Schmoll

Abstract. In this study, populations of coregonids from Germany are described with due regard for their skull osteology. Illustrations of the skulls of representative populations are given. The comparison of the number of gillrakers on the first right branchial arch and the length and proportions of some bones of the skull indicate that three groups of coregonids can be distinguished. They are regarded as forms of *Coregonus* cf. *lavaretus*, *C.* cf. *oxyrhynchus* and *C. albula*. The most reliable morphological characters are: number of gillrakers, eye-diameter, position of the mouth and the shape and size of the supraethmoid, maxillary, supramaxillary, premaxillary and dentary. Some populations have morphologically changed (number of gillrakers) in this century.

Key words. Pisces, Salmonidae, *Coregonus*, skull morphology, Germany.

Einleitung

Die Coregonen sind vermutlich eine Untergruppe der Salmoniden und besitzen wie jene eine gut entwickelte Fettflosse. Entsprechend ihrer Lebensweise (Plankton- und Kleintierfresser) ist der relativ kleine Mund zahnlos oder nur mit sehr schwachen Zähnchen besetzt. Die meist in Schwärmen umherziehenden Coregonen laichen meist während der kälteren Monate des Jahres. Im wesentlichen sind die Coregonen Süßwasserfische, es kommen allerdings auch in den nördlichen Meeren anadrome Populationen vor, die zur Laichzeit in die Flüsse aufsteigen (z. B. Ostseeschnäpel).

Die Coregonen sind eine modifizierbare und phänotypisch sehr plastische Gruppe. Daher ist die Systematik dieser Fische sehr umstritten. Im allgemeinen werden die Gattungen *Stenodus*, *Prosopium* und *Coregonus* definiert.

Tabelle 1 faßt die wichtigsten taxonomischen Betrachtungen der nord- und mitteleuropäischen Coregonen zusammen. Diese systematischen Arbeiten beziehen sich im wesentlichen auf die Anzahl der Reusendornen auf dem ersten Kiemenbogen. Neben der Unterscheidung von Arten (Järvi, Svärdson, Dottrens, Himberg) findet man in der Literatur auch die Einteilung in „Artengruppen" (Thienemann) und „Ökotypen" (Steinmann). Die verschiedenen Betrachtungsweisen rühren vermutlich daher, daß die Autoren Populationen unterschiedlicher Regionen untersucht haben, die nur sehr bedingt miteinander zu vergleichen sind.

Folgende Fragestellungen waren Anlaß zu dieser Untersuchung:

1. Inwieweit lassen sich die heute in Deutschland existierenden Coregonenpopulationen morphologisch voneinander unterscheiden?
2. Haben sich die Populationen im Vergleich zu früher verändert (Vergleich zu älterer Literatur)?
3. An Hand welcher morphologischer Merkmale (oder Kombination von Merkmalen) gelingt eine eventuelle Differenzierung von einzelnen Populationen oder Gruppen am besten?

Tabelle 1: Vergleich der wichtigsten taxonomischen Arbeiten über die nord- und mitteleuropäischen Coregonen der *lavaretus*-Gruppe. X = Bereich der mittleren Anzahl der Kiemenreusendornen.

Thienemann 1921	Järvi 1943	Steinmann 1950, 1951	Svärdson 1957	Dottrens 1959	Himberg 1984
„*Fera-holsatus*" X 19–25	*C. pidschian* X 19–25	„*profundis*" X 19–20	*C. pidschian* X 19–20	*C. acronius* X 20–22	*C. pidschian*-Typ X 18–20
		„*litoralis*" X 22–29	*C. nasus* X 23–24	*C. fera* X 24–25	
„*Lavaretus*" X 29–32	*C. lavaretus* X 29–32	„*primigenius*" X 24–34	*C. lavaretus* X 33–34	*C. lavaretus* X 29–30	*C. lavaretus*-Typ X 30–35
„*Generosus-Wartmanni*" X 35–54	*C. lavaretus F. järvi* X 33–38	„*pelagicus*" X 31–36	*C. oxyrhynchus* X 38–41	*C. wartmanni* X 35–36	
		„*nanus*" X 28–40		*C. macrophthalmus* X 40	
	C. muksun X 42–56		*C. peled* X 45–50		*C. muksun*-Typ X 40–56

Material und Methoden

Um den Schädelbau der mitteleuropäischen Coregonen zu untersuchen, wurden aus verschiedenen Gewässern Deutschlands Köpfe der dort lebenden Coregonen einer osteologischen Analyse unterzogen. Tabelle 2 gibt einen Überblick über Herkunft, Trivialnamen, Anzahl, Kopfgröße (gemessen von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand des Operculums) und Fangdatum der im Rahmen dieser Studie untersuchten Coregonenpopulationen. Sie werden im folgenden auch als Populationen 1–6 bezeichnet.

Neben der Ermittlung der Anzahl der Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen wurden die einzelnen Knochenelemente des Schädels mit Hilfe einer Schieblehre vermessen.

In den einzelnen Stichproben (Populationen) wurden Mittelwert (m), Variationsbreite (Vb) und Standardabweichung (s) der Meßstrecken und relativen Werte (z. B. Längen-Breiten-Verhältnisse, relative Länge eines Knochens bezüglich der Länge des Neurocraniums) ermittelt.

An Hand des Überlappungsgrades der Variationsbreiten läßt sich leicht erkennen, ob sich einzelne Populationen bezüglich eines Merkmals von anderen deutlich abgrenzen lassen. Die Mittelwerte wurden mit Hilfe des t-Testes miteinander verglichen. Die Irrtumswahrscheinlichkeit (p) wurde in dieser Studie mit 0,001 festgelegt. Der paarweise Vergleich der Mittelwerte (bei 7 zu untersuchenden Stichproben ergeben sich 21 Vergleichsmöglichkeiten) wurde mittels eines Computerprogramms durchgeführt. Da es sehr wahrscheinlich ist, daß sich beim paarweisen Vergleich mindestens ein signifikantes Ergebnis einstellt, wurde besonders darauf geachtet, ob sich eine Population bezüglich des Mittelwertes eines Merkmals von fast allen oder allen anderen Populationen signifikant unterscheidet.

Ergebnisse

Kiemenreusendornen: Die ermittelten Anzahlen der Reusendornen auf dem ersten rechten Kiemenbogen zeigen die für die Coregonen typischen großen Variationsbreiten. Die Mittelwerte der Populationen 1 (Laacher See) (m = 33,75; Vb = 32–41),

Tabelle 2: Untersuchungsmaterial.

Population	Trivialname	Anzahl	Kopfgröße cm	Fangdatum
Population 1 Laacher See (Rheinland-Pfalz)	Silberfelchen	22	5—6,8 (∅ 5,95)	Mai—August '89
Population 2 Bodensee (Baden-Württemberg)	Blaufelchen o. Gangfisch	17	5,1—6,35 (∅ 5,57)	August '89
Population 3 Starnberger See (Bayern)	Gangfisch	14	3,7—4,8 (∅ 4,31)	Oktober '89
Population 4 Chiemsee (Bayern)	Blaufelchen Gangfisch	10 10	5,55—6,8 (∅ 6,12) 5,4—6,2 (∅ 5,73)	Dezember '89 Dezember '89
Population 5 Wittensee (Schleswig-Holstein)	Kleine Maräne	14	3,22—3,95 (∅ 3,5)	Oktober '89
Population 6 Treene (Schleswig-Holstein)	Schnäpel	13	6,75—7,9 (∅ 7,41)	Januar '90

2 (Bodensee) (m = 37,41; Vb = 35—43), 3 (Starnberger See) (m = 38; Vb = 34—42) und 4 (Chiemsee) (m = 35,1; Vb = 32—37 für Blaufelchen, m = 33,7; Vb = 32—36 für Gangfisch) liegen ziemlich eng beieinander und ermöglichen somit keine deutliche Unterscheidung dieser Populationen. Population 6 (Treene) ist nach meinen Untersuchungen die Coregonenform mit den am wenigsten zahlreichen Reusendornen (m = 31,62; Vb = 29—34), während Population 5 (Kleine Maräne des Wittensees) die höchste Anzahl (m = 43,21; Vb = 40—47) aufweist.

Schädelbau: Das Neuocranium unterscheidet sich bei den in dieser Studie untersuchten Coregonenpopulationen nur sehr geringfügig. Bei Population 5 läuft das rostrale Ende des Ethmoidalknorpels etwas spitzer zu als bei den anderen Populationen, und der caudale spitze Ausläufer des Pteroticums ist gar nicht oder weniger stark ausgebildet. Das Neurocranium der übrigen Populationen läßt kaum Unterschiede erkennen. Lediglich bei Population 6 ist der caudale spitze Ausläufer des Pteroticums oft, aber nicht immer, länger und das posteriore Ende des Epioticums etwas deutlicher ausgeprägt. Die Abbildungen 1—3 zeigen die Dorsal- und Ventralansicht des Neurocraniums der Populationen 1, 6 und 5.

Die große Anzahl der Hautknochen kann man in drei Kategorien zusammenfassen: 1. Knochen, die das Neurocranium dorsal bedecken (Supraethmoid, Nasale, Frontale, Parietale, Extrascapulare); 2. laterale Hautknochen (Prämaxillare, Maxillare, Supramaxillare, Circumorbitalia, Dentale, Angulare, Retroarticulare, Coronoid, Präoperculum, Opercularia) und 3. ventrale Hautknochen (Vomer, Parasphenoid). Die Abbildungen 4—6 zeigen die Hautknochen der Populationen 1, 6 und 5.

Beim Vergleich der Meßstrecken und relativen Werte (z. B. relative Länge des Knochens bezüglich der Länge des Neurocraniums) der skelettalen Elemente erwiesen sich neben der Kopfform, des relativen Augendurchmessers und der Anzahl der Kiemenreusendornen folgende Knochen als zur Unterscheidung einzelner Populationen oder Gruppen geeignet: Maxillare, Prämaxillare, Supramaxillare, Dentale und Supraethmoid.

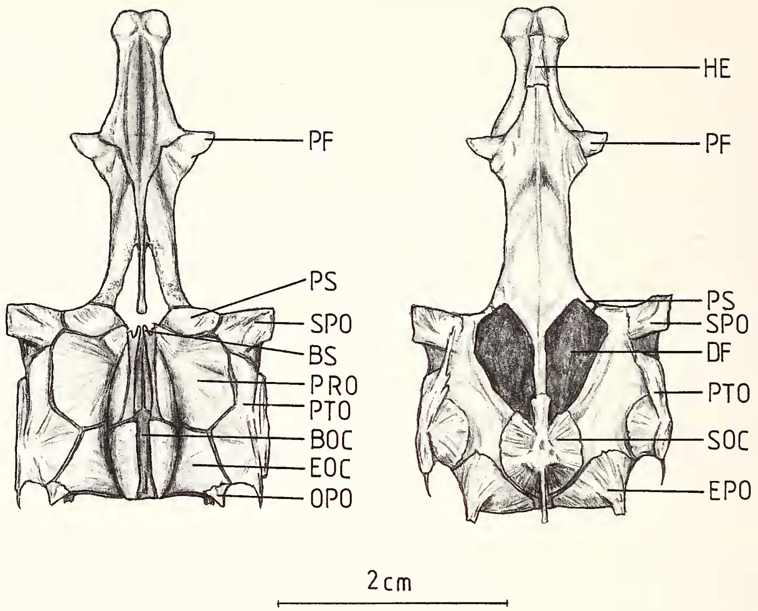


Abb. 1: Neurocranium des Laacher-See-Felchens. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: BOC, Basioccipitale; BS, Basisphenoid; DF, Dorsale Fontanelle; EOC, Exoccipitale; EPO, Epioticum; HE, Hypethmoid; OPO, Opisthoticum; PF, Präfrontale; PRO, Prooticum; PS, Pterosphenoid; PTO, Pteroticum; SOC, Supraoccipitale; SPO, Sphenoticum.

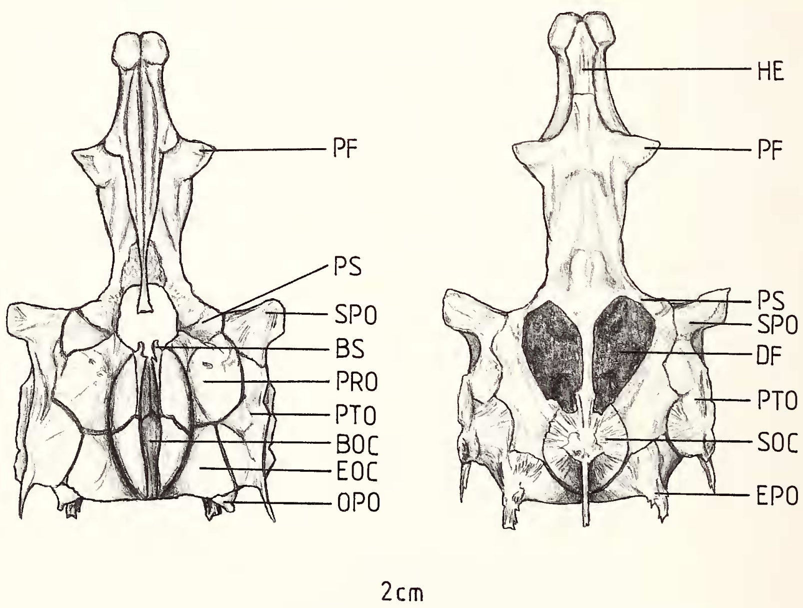


Abb. 2: Neurocranium des Schnäpels der Treene. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: s. Abb. 1.

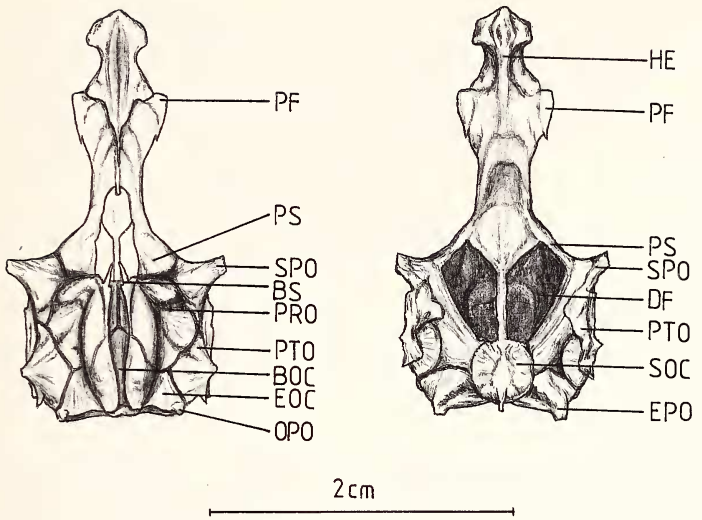


Abb. 3: Neurocranium der Kleinen Maräne des Wittensees. Links: Ventralansicht, rechts: Dorsalansicht. Abkürzungen: s. Abb. 1.

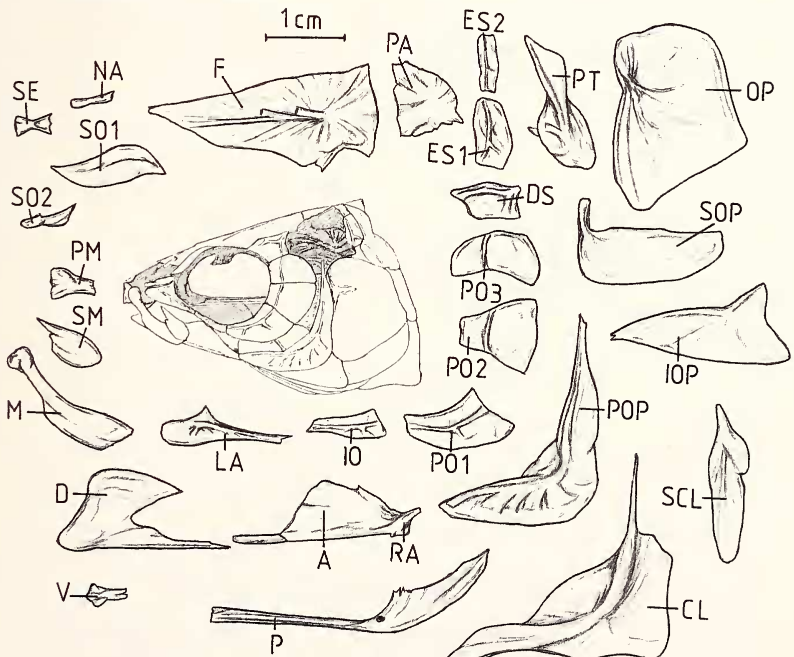


Abb. 4: Übersicht der Hautknochen des Laacher-See-Felchens. Abkürzungen: A, Angulare; CL, Cleithrum; D, Dentale; DS, Dermosphenoticum; ES, Extrascapulare; F, Frontale; IO, Infraorbitale; IOP, Interoperculum; LA, Lacrimale; M, Maxillare; NA, Nasale; OP, Operculum; P, Parasphenoid; PA, Parietale; PM, Prämaxillare; PO, Postorbitale; POP, Präoperculum; PT, Posttemporale; RA, Retroarticulare; SCL, Supracleithrum; SE, Supraethmoid; SM, Supramaxillare; SO, Supraorbitale; SOP, Suboperculum; V, Vomer.

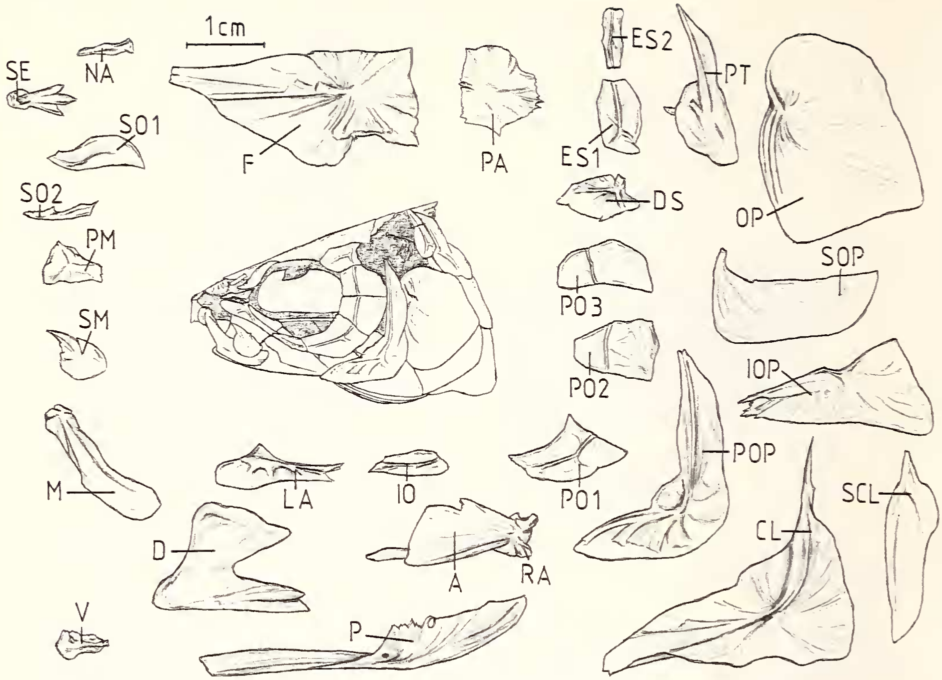


Abb. 5: Übersicht der Hautknochen des Schnäpels der Treene. Abkürzungen: s. Abb. 4.

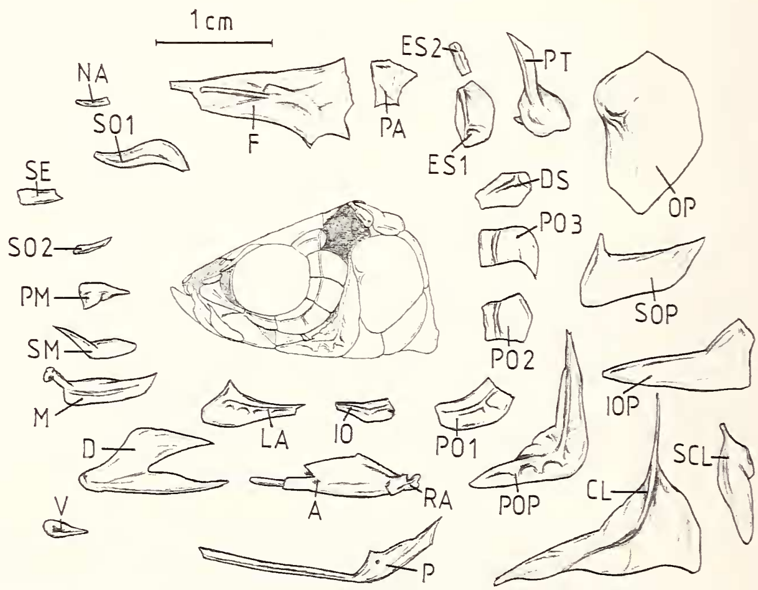


Abb. 6: Übersicht der Hautknochen der Kleinen Maräne des Wittensees. Abkürzungen: s. Abb. 4.

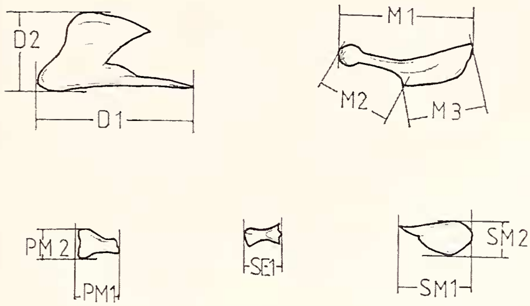


Abb. 7: Verwendete Meßstrecken an den Hautknochen. Abkürzungen: D, Dentale; M, Maxillare; PM, Prämaxillare; SE, Supraethmoid; SM, Supramaxillare.

In der Abbildung 7 sind die verwendeten Meßstrecken an diesen Knochen dargestellt. Die Tabellen 3—7 enthalten die Meßstrecken und relativen Werte bei den untersuchten Coregonenpopulationen (NLg = Länge des Neurocraniums).

Maxillare (M) (Abb. 8): Das M der Coregonen ist ein charakteristisch geformter Deckknochen, der in seiner Gestalt etwas an eine Schlittenkufe erinnert. Im Gegensatz zu vielen anderen Salmoniden ist das M der Coregonen zahnlos. Die Form des M variiert bei verschiedenen Coregonengruppen außerordentlich stark (Gasowska 1960). Bei der Beschreibung des M kann man einen proximalen und distalen Anteil unterscheiden. Während der proximale Anteil mehr stielartig geformt ist und an der Artikulationsstelle mit dem Prämaxillare eine deutliche Verdickung aufweist, stellt der distale Anteil eine flache, längliche Knochenplatte dar. Besonders das Längenverhältnis des proximalen und distalen Anteils verwendete Gasowska (1960) bei der Zuordnung der Coregonenarten bzw. -formen zu vier verschiedenen Gruppen, die er als *leucichthys*-, *lavaretus*-, *paralaveretus*- und *albula*-Gruppe bezeichnet. Da der proximale und distale Anteil des M ineinander übergehen, ist eine genaue Angabe des Längenverhältnisses dieser Anteile nur sehr schwer möglich. Leider geht aus der Arbeit Gasowskas (1960) die Festlegung der Grenzen der beiden Anteile nicht hervor. In meiner Studie betrachte ich den Knick der Unterkante des Knochens als Grenze zwischen distalem und proximalem Anteil (siehe Abb. 7), wobei dieser Punkt allerdings nicht exakt zu definieren ist. Das M der Population 5 besteht aus einem relativ kleinen proximalen Anteil, der stielartig ist und in einer deutlichen Verdickung endet, und einem flächigen, in die Länge gezogenen Teil, dessen Unterkante einen bogenförmigen Verlauf aufweist und keinerlei Einfurchungen besitzt. Eine leichte knöcherne Verstärkung erstreckt sich etwa entlang der Mittellinie des flächigen Anteils. Die M der übrigen untersuchten Coregonenpopulationen weisen etwa die gleiche Gestalt auf: Der proximale Anteil ist dicker und länger, der distale Anteil ist flächig, oval bis rechteckig und weist im hinteren Bereich mehrere leichte Einkerbungen auf.

Prämaxillare (PM) (Abb. 9): Die PM sind relativ kleine, schmale Deckknochen, die am Rostralende des Schädels vor den knorpeligen Hörnern der Ethmoidalregion des Neurocraniums liegen und das Vorderende des Kiefers bilden. Jedes PM besteht aus einem medianen, relativ breiten, die Frontalebene des Oberkiefers bildenden Teil

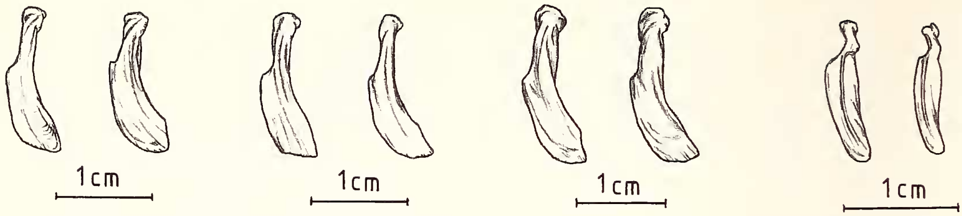


Abb. 8: Maxillare verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Laacher-See-Felchen, Chiemsee-Blaufelchen, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

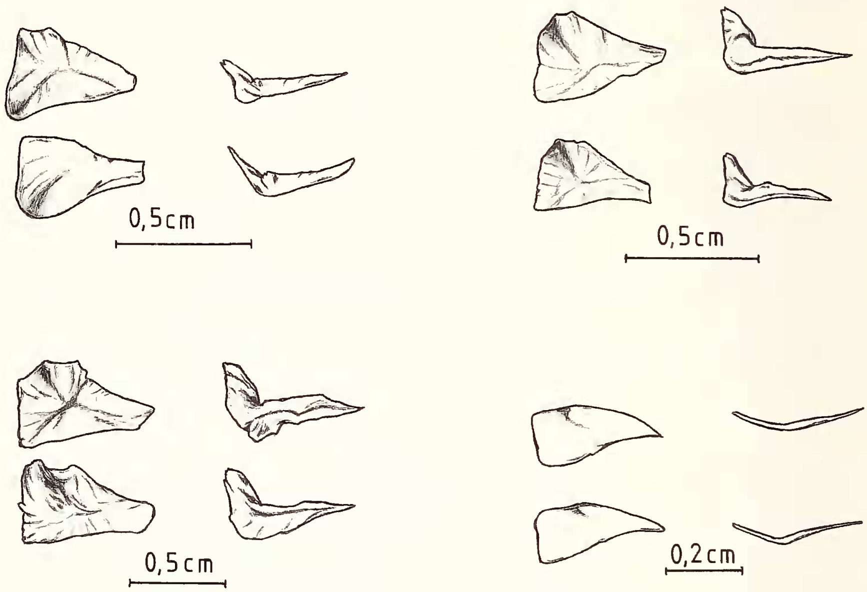


Abb. 9: Prämaxillare verschiedener Coregonenpopulationen (jeweils links: Lateralansicht, rechts: Dorsalansicht). — Links oben: Laacher-See-Felchen, rechts oben: Chiemsee-Blaufelchen, links unten: Schnäpel der Treene, rechts unten: Kleine Maräne des Wittensees.

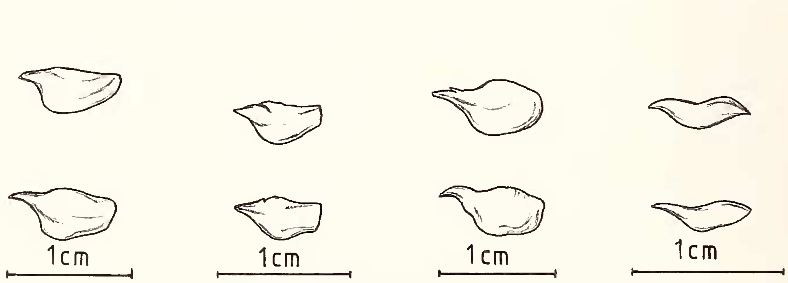


Abb. 10: Supramaxillare verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Obersee-Felchen, Chiemsee-Blaufelchen, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

und einem lateralen Teil, der sich nach caudal verschmälert. Die horizontal verlaufende Unterkante trägt im Gegensatz zu vielen anderen Salmoniden (z. B. Forelle, Äsche) keine Zähne. Die Form des PM der Populationen 1—4 zeigt keine Unter-

Tabelle 3: Maße des Maxillare der Coregonenpopulationen.

	M1	M2	M3	M3/M2	M1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 1,34-1,74 m = 1,50 s = 0,118	Vb = 0,59-1,21 m = 0,69 s = 0,076	Vb = 0,92-1,21 m = 1,03 s = 0,076	Vb = 1,28-1,84 m = 1,50 s = 0,136	Vb = 32-39 m = 35,57 s = 1,879	22
Obersee-Felchen	Vb = 1,23-1,56 m = 1,40 s = 0,084	Vb = 0,50-0,69 m = 0,57 s = 0,058	Vb = 0,83-1,15 m = 0,98 s = 0,080	Vb = 1,37-2,30 m = 1,74 s = 0,228	Vb = 31-36 m = 34,12 s = 1,364	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,91-1,24 m = 1,08 s = 0,084	Vb = 0,39-0,55 m = 0,47 s = 0,052	Vb = 0,63-0,86 m = 0,76 s = 0,058	Vb = 1,49-1,90 m = 1,64 s = 0,119	Vb = 31-35 m = 33,36 s = 1,277	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 1,39-1,58 m = 1,49 s = 0,072	Vb = 0,55-0,79 m = 0,66 s = 0,062	Vb = 0,90-1,08 m = 1,00 s = 0,060	Vb = 1,30-1,72 m = 1,54 s = 0,138	Vb = 30-34 m = 32,50 s = 1,080	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 1,30-1,49 m = 1,42 s = 0,061	Vb = 0,57-0,68 m = 0,63 s = 0,033	Vb = 0,90-1,07 m = 0,98 s = 0,057	Vb = 1,35-1,75 m = 1,56 s = 0,137	Vb = 28-34 m = 32,50 s = 2,014	10
Schnäpel der Treene	Vb = 1,45-1,95 m = 1,84 s = 0,173	Vb = 0,78-1,07 m = 0,92 s = 0,082	Vb = 1,03-1,34 m = 1,21 s = 0,089	Vb = 1,08-1,72 m = 1,33 s = 0,168	Vb = 27-37 m = 34,54 s = 2,787	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 1,03-1,22 m = 1,11 s = 0,059	Vb = 0,30-0,44 m = 0,36 s = 0,036	Vb = 0,80-1,01 m = 0,89 s = 0,053	Vb = 2,10-2,93 m = 2,49 s = 0,288	Vb = 42-50 m = 46,43 s = 2,102	14

Tabelle 4: Maße des Prämaxillare der Coregonenpopulationen.

	PM1	PM2	PM1/PM2	PM1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,44-0,61 m = 0,52 s = 0,047	Vb = 0,30-0,40 m = 0,34 s = 0,028	Vb = 1,30-1,91 m = 1,57 s = 0,173	Vb = 10-14 m = 12,32 s = 1,945	22
Obersee-Felchen	Vb = 0,40-0,53 m = 0,45 s = 0,039	Vb = 0,23-0,33 m = 0,29 s = 0,029	Vb = 1,36-1,96 m = 1,60 s = 0,170	Vb = 9-13 m = 11,35 s = 1,057	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,31-0,42 m = 0,37 s = 0,030	Vb = 0,19-0,29 m = 0,22 s = 0,028	Vb = 1,38-1,82 m = 1,65 s = 0,142	Vb = 10-12 m = 11,29 s = 0,611	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,44-0,59 m = 0,53 s = 0,045	Vb = 0,30-0,39 m = 0,35 s = 0,032	Vb = 1,43-1,58 m = 1,52 s = 0,080	Vb = 11-12 m = 11,30 s = 0,483	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,49-0,57 m = 0,52 s = 0,028	Vb = 0,28-0,37 m = 0,31 s = 0,028	Vb = 1,51-1,82 m = 1,68 s = 0,107	Vb = 11-13 m = 12,10 s = 0,568	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,63-0,82 m = 0,72 s = 0,049	Vb = 0,42-0,51 m = 0,48 s = 0,032	Vb = 1,36-1,58 m = 1,49 s = 0,065	Vb = 12-14 m = 13,46 s = 0,660	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,30-0,38 m = 0,34 s = 0,018	Vb = 0,12-0,15 m = 0,14 s = 0,001	Vb = 2,20-2,77 m = 2,46 s = 0,197	Vb = 12-16 m = 14,00 s = 1,109	15

schiede, während der Knochen bei Population 6 stärker strukturierte Ränder aufweist, ansonsten aber eine ähnliche Gestalt besitzt. Population 5 besitzt ein wesentlich dünneres und schmäleres PM, wobei die äußeren Ränder glatter sind und kaum Unregelmäßigkeiten aufweisen. Der laterale Teil des PM läuft mehr oder weniger spitz zu.

Supramaxillare (SM) (Abb. 10): Die SM sind dünne Deckknochen, die dem posterioren Teil der Maxillaria aufliegen. Anterior läuft das SM spitz zu. Der hintere Teil ist flächig. Die Form des Knochens ist nach Gasowska (1960) ebenso wie das Maxillare ein wichtiges Kriterium, um verschiedene Coregonenformen voneinander zu unterscheiden. Besonders das Längen-Breiten-Verhältnis spielt dabei eine wichtige Rolle. Während das SM der Populationen 1, 2, 3, 4 und 6 keine auffallenden Unterschiede aufweist (Population 6 besitzt allerdings ein wenig breiteres SM), ist das SM der Population 5 relativ länger und schmäler.

Dentale (D) (Abb. 11): Die D sind ein Paar v-förmig gekrümmter Deckknochen, die den größten Anteil des Unterkiefers ausmachen. Die Form des D ist für die Coregonen sehr charakteristisch. Man kann formal deskriptiv zwei Anteile unterscheiden: einen langen, unteren Anteil, der horizontal verläuft und auf seiner Oberfläche den Mandibularkanal des Seitenliniensystems trägt, und einen flächigen, flügelartigen Teil, der dem unteren aufgesetzt ist und durch drei unterschiedlich geformte Ränder charakterisiert ist. Der Vorderrand ist schräg nach oben gerichtet und in seinem Verlauf konkav, der obere Rand ist ziemlich gerade oder leicht konvex oder konkav, und der Hinterrand ist tief eingeschnitten. Das D der Gattung *Coregonus* weist im adulten Zustand der Tiere keine Zähne auf. Nach Gasowska (1970) ist die Gesalt des D

Tabelle 5: Maße des Supramaxillare der Coregonenpopulationen.

	SM1	SM2	SM1/SM2	SM1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,72-0,99 m = 0,79 s = 0,062	Vb = 0,30-0,37 m = 0,33 s = 0,016	Vb = 2,16-2,81 m = 2,41 s = 0,178	Vb = 17-20 m = 19,29 s = 1,554	21
Obersee-Felchen	Vb = 0,64-0,82 m = 0,73 s = 0,057	Vb = 0,28-0,36 m = 0,31 s = 0,020	Vb = 2,06-2,66 m = 2,38 s = 0,167	Vb = 16-20 m = 18,06 s = 1,289	16
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,51-0,72 m = 0,59 s = 0,053	Vb = 0,23-0,32 m = 0,27 s = 0,026	Vb = 1,96-2,50 m = 2,23 s = 0,156	Vb = 17-20 m = 18,07 s = 0,917	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,63-0,84 m = 0,75 s = 0,063	Vb = 0,25-0,38 m = 0,33 s = 0,038	Vb = 2,08-2,72 m = 2,26 s = 0,196	Vb = 14-19 m = 16,40 s = 1,506	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,64-0,78 m = 0,72 s = 0,051	Vb = 0,24-0,36 m = 0,30 s = 0,056	Vb = 2,06-2,80 m = 2,42 s = 0,240	Vb = 15-19 m = 16,60 s = 1,265	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,82-1,00 m = 0,92 s = 0,051	Vb = 0,40-0,60 m = 0,48 s = 0,056	Vb = 1,49-2,15 m = 1,94 s = 0,213	Vb = 14-19 m = 17,31 s = 1,316	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,60-0,78 m = 0,67 s = 0,059	Vb = 0,17-0,23 m = 0,21 s = 0,018	Vb = 2,86-3,65 m = 3,29 s = 0,243	Vb = 26-32 m = 28,21 s = 2,155	14

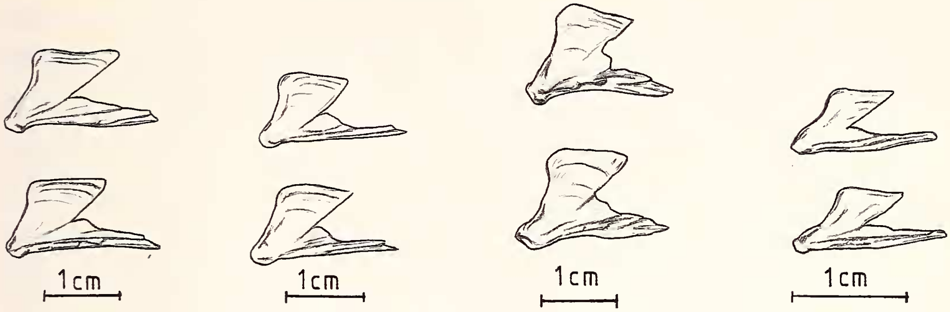


Abb. 11: Dentale verschiedener Coregonenpopulationen. V. l. n. r.: Laacher-See-Felchen, Chiemsee-Gangfisch, Schnäpel der Treene, Kleine Maräne des Wittensees.

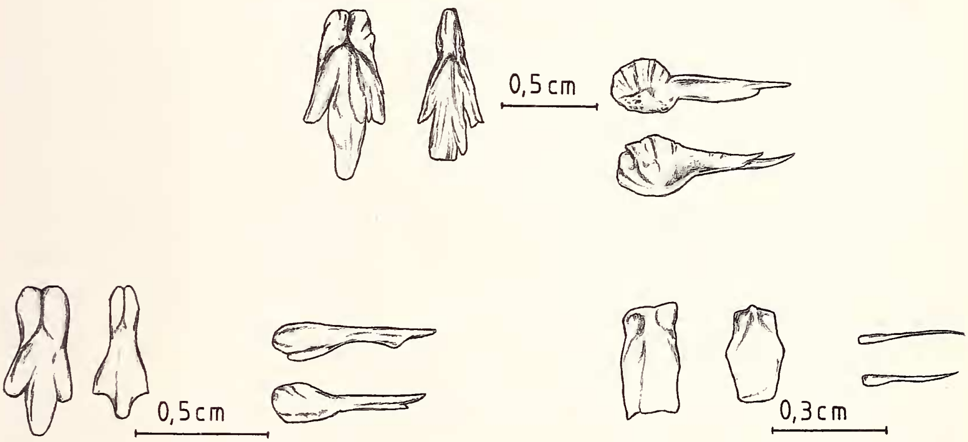


Abb. 12: Supraethmoid verschiedener Coregonenpopulationen. Links: Laacher-See-Felchen, Mitte: Schnäpel der Treene, rechts: Kleine Maräne des Wittensees.

ein gutes morphologisches Merkmal, um Arten und eventuell auch Unterarten innerhalb der Gattung *Coregonus* zu unterscheiden. Die Form des D ist bei den Populationen 1—4 sehr einheitlich, während es bei Population 6 relativ kürzer und höher ist. Auch Population 5 mit ihrem oberständigen Maul besitzt ein in der Form davon abweichendes und relativ langes D.

Supraethmoid (SE) (Abb. 12): Das kleine SE der Coregonen ist ein medianer Deckknochen, der am rostralen Ende des Ethmoidalknorpels diesem dorsal aufliegt. Nach Norden (1961) ist es bei den verschiedenen Coregonenarten sehr unterschiedlich gestaltet. Das SE der Populationen 1—4 ist ein flügelartiger Knochen, der durch eine Einschnürung in einen posterioren Anteil und einen anterioren Anteil gegliedert ist. Der anteriore Anteil weist auf seiner dorsalen Oberfläche eine mediale Furche auf, während ventral ein vertikal gerichteter Knochenkamm ausgebildet ist. Der posteriore, mehr flächenartig geformte Anteil weist an seinem Hinterrand drei große

Zacken auf. Das SE der Population 6 zeigt den gleichen Grundaufbau wie bei den oben beschriebenen Populationen. Allerdings ist der gesamte Knochen relativ länger und der vertikale Knochenkamm wesentlich stärker ausgebildet. Das SE der Population 5 ist sehr flach und weist einen mehr oder weniger rechteckigen Umriß auf.

Tabelle 6: Maße des Dentale der Coregonenpopulationen.

	D1	D2	D1/D2	D1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 1,81-2,10 m = 1,97 s = 0,098	Vb = 0,75-1,00 m = 0,89 s = 0,071	Vb = 2,00-2,44 m = 2,22 s = 0,123	Vb = 45-50 m = 46,84 s = 1,385	19
Obersee-Felchen	Vb = 1,66-2,05 m = 1,84 s = 0,110	Vb = 0,73-0,97 m = 0,82 s = 0,056	Vb = 1,96-2,45 m = 2,26 s = 0,132	Vb = 42-48 m = 44,82 s = 1,741	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 1,23-1,63 m = 1,43 s = 0,101	Vb = 0,59-0,72 m = 0,65 s = 0,046	Vb = 1,97-2,33 m = 2,22 s = 0,103	Vb = 41-46 m = 44,07 s = 1,269	14
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 1,74-2,33 m = 2,01 s = 0,165	Vb = 0,88-1,01 m = 0,92 s = 0,055	Vb = 2,04-2,30 m = 2,20 s = 0,094	Vb = 40-46 m = 43,70 s = 1,767	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 1,72-2,04 m = 1,87 s = 0,098	Vb = 0,79-0,95 m = 0,87 s = 0,052	Vb = 2,02-2,22 m = 2,15 s = 0,061	Vb = 41-46 m = 42,80 s = 1,687	10
Schnäpel der Treene	Vb = 1,84-2,23 m = 2,01 s = 0,109	Vb = 1,05-1,35 m = 1,22 s = 0,076	Vb = 1,51-1,78 m = 1,65 s = 0,085	Vb = 36-40 m = 37,77 s = 1,092	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 1,18-1,55 m = 1,32 s = 0,098	Vb = 0,50-0,61 m = 0,54 s = 0,041	Vb = 2,19-2,60 m = 2,44 s = 0,112	Vb = 48-59 m = 54,21 s = 2,992	14

Tabelle 7: Maße des Supraethmoids der Coregonenpopulationen.

	SE1	SE1/NLg x 100	n
Laacher-See-Felchen	Vb = 0,40-0,54 m = 0,44 s = 0,051	Vb = 8,8-13,3 m = 10,39 s = 1,192	15
Obersee-Felchen	Vb = 0,37-0,52 m = 0,44 s = 0,052	Vb = 9,4-12,4 m = 10,75 s = 1,054	17
Starnberger-See-Renken	Vb = 0,30-0,40 m = 0,34 s = 0,038	Vb = 9,0-12,1 m = 10,31 s = 0,855	13
Chiemsee-Blaufelchen	Vb = 0,40-0,60 m = 0,51 s = 0,061	Vb = 8,9-13,1 m = 10,81 s = 1,449	10
Chiemsee-Gangfisch	Vb = 0,35-0,47 m = 0,43 s = 0,074	Vb = 9,2-12,8 m = 9,98 s = 1,524	10
Schnäpel der Treene	Vb = 0,69-1,16 m = 0,89 s = 0,120	Vb = 13,9-22,0 m = 16,77 s = 2,047	13
Kleine Maräne des Wittensees	Vb = 0,26-0,41 m = 0,30 s = 0,046	Vb = 11,1-14,2 m = 12,32 s = 1,068	10

Tabelle 7 vergleicht die Variationsbreiten der Meßstrecken und der relativen Werte dieser Merkmale bei den untersuchten Coregonenpopulationen.

Während sich die Populationen des Laacher Sees, Obersees, Starnberger Sees und Chiemsees an Hand der verwendeten Unterscheidungsmerkmale nicht voneinander trennen lassen, zeigen die Schnäpel der Treene und die Kleine Maräne des Wittensees diesbezüglich teilweise signifikante Unterschiede.

Beim Vergleich mit älteren Literaturangaben über die untersuchten Coregonenpopulationen fällt auf, daß sich die Populationen im Chiemsee seit der letzten Untersuchung Waglers (1932) bezüglich der Kiemenreusendornenanzahl stark verändert haben. Während Wagler auf dem ersten rechten Kiemenbogen für die „Große Renke", die er als einen Vertreter der großen Schwebrenken ansah, durchschnittlich 28,6 (Vb = 23—34) Reusendornen und für die „Kleine Renke", die er zum Verwandtschaftskreis des Gangfischs zählte, 24,88 (Vb = 20—30) Reusendornen ermittelte, berechnete ich für die heutigen Populationen im Chiemsee signifikant höhere Durchschnittswerte: m = 35,1 (Vb = 32—37) für 10 Blaufelchen und m = 33,7 (Vb = 32—36) für 10 Gangfische, wobei sich diese Werte nicht signifikant voneinander unterscheiden. Die Coregonenpopulationen des Laacher Sees (Vergleich zu Miegel 1966), des Obersees (Vergleich zu Hartmann & Knöpfler 1977; Hecht, Förster & Klein 1987) und Starnberger Sees (Vergleich zu Kölbing 1974) scheinen sich seit den letzten Untersuchungen morphologisch kaum verändert zu haben (Anzahl der Kiemenreusendornen). Auch die Kleine Maräne des Wittensees stimmt sehr gut mit den Ergebnissen über die Kleinen Maränen anderer norddeutscher Seen überein. Die Untersuchung des Schnäpels der Treene bot besonderes Interesse, waren doch die Schnäpelbestände an Nord- und Ostsee in den letzten Jahren verschollen. Aus einem Restbestand in der Widau (Grenzfluß zwischen Schleswig-Holstein und Dänemark) wurde jedoch in Zusammenarbeit mit dänischen Kollegen ein Wiedereinbürgerungsversuch in der Treene gestartet, bei dem 1988 erste Wiederfänge auftauchten (Dauster, pers. Mitteilung). Die ermittelte Kiemenreusendornenanzahl (m = 31,62; Vb = 29—34) stimmt mit den von Thienemann (1922) angegebenen Werten für die norddeutschen Schnäpel (Ostseeschnäpel, Schleischnäpel, Nordseeschnäpel) von durchschnittlich 30—32 gut überein.

Diskussion

Die Coregonen sind eine modifizierbare und phänotypisch sehr plastische Gruppe. Bei allen taxonomischen Untersuchungen zeigen sich in den verschiedenen Seen erhebliche Unterschiede, wobei aber überall Bindeglieder und Übergangsformen vorhanden sind. In diesem Formenreichtum der Gattung *Coregonus* liegt auch die Vielzahl der Namen begründet. Insbesondere die Anzahl der Kiemenreusendornen ist als taxonomisch verwertbares Merkmal heftig umstritten. Während Svärdson (1950—1970) die Einflüsse der Umwelt gegenüber diesem Merkmal als nur sehr schwach oder nicht existent einstuft und daher dieses als Marker für verschiedene Coregonenpopulationen benutzte, sind andere Autoren (Kozikowska 1961, Berg & Grimaldi 1966) der Meinung, daß eine erhebliche Umweltabhängigkeit besteht.

Im Laufe dieses Jahrhunderts, insbesondere in den letzten Jahrzehnten, ist es zu wesentlichen Veränderungen der Coregonengewässer Mitteleuropas gekommen.

Neben den zunehmenden Schadstoffbelastungen ist besonders die Eutrophierung der Seen (z. B. Bodensee) ein sehr ernstzunehmendes Problem geworden. Diese Veränderungen haben natürlich auch einen großen Einfluß auf die Populationsstruktur der Coregonen ausgeübt. So kann es zu Verhaltensänderungen der einzelnen Populationen kommen. Vorher vorhandene Isolationsbarrieren sympatrisch lebender Coregonenpopulationen können dadurch zusammenbrechen und zu einer Vermischung ursprünglich getrennter Bestände führen. Auch die moderne Bewirtschaftung der Seen (Coregonentransplantationen, künstliche Fischzucht) führt zu einer gewissen Vereinheitlichung der Populationen. Vermutlich ist die immer schwieriger werdende Abgrenzung der Blaufelchen und Gangfische im Bodensee (Hartmann & Knöpfler 1977; Löffler 1985; Ruhlé 1986; Hecht, Förster & Klein 1987) darauf zurückzuführen. Auch die Tatsache, daß die heutigen Populationen des Chiemsees sich morphologisch weitgehend den Populationen des Bodensees und anderer Seen angeglichen haben, ist ziemlich sicher ein Effekt der oben beschriebenen Umweltveränderungen. Es ist aber bekannt, daß im allgemeinen eine formenreichere Lebensgemeinschaft

Tabelle 8: Vergleich der drei Coregonengruppen an Hand verschiedener geeigneter Unterscheidungskriterien

Merkmal	Laacher See Obersee Starnberger See Chiemsee	Treene	Wittensee
Kopfform	stumpf, Maul end- bis schwach unterständig	gut entwickelte Nase, Maul unterständig	spitz, Maul oberständig
Relativer Augendurchmesser	16—23 %	15—18 %	22—26 %
Anzahl Kiemenreusendornen	32—43	29—34	40—47
Maxillare a) distaler/proximaler Anteil	1,28—2,3	1,08—1,72	2,1—2,93
Maxillare b) relative Länge	28—39 %	27—37 %	42—50 %
Prämaxillare a) Länge/Breite	2,2—2,77	1,36—1,58	1,3—1,96
Prämaxillare b) relative Länge	12—16 %	12—14 %	9—14 %
Supramaxillare a) Länge/Breite	1,96—2,81	1,49—2,15	2,86—3,65
Supramaxillare b) relative Länge	14—20 %	14—19 %	26—32 %
Dentale a) Länge/Höhe	1,96—2,45	1,51—1,78	2,19—2,6
Dentale b) relative Länge	40—50 %	36—40 %	48—59 %
Supraethmoid relative Länge	8,8—13,3 %	13,9—22 %	11,1—14,2 %

auch die weniger anfällige, also stabilere Gesellschaft darstellt. Daher sind diese durch den Menschen verursachten Veränderungen der Lebensbedingungen der Coregonen sehr umstritten und, wie so oft, noch nicht in ihren vollen Auswirkungen abzuschätzen.

Bei meiner Untersuchung fiel auf, daß als geeignete Unterscheidungskriterien besonders die Elemente, die im Zusammenhang mit der Ernährung stehen, verwendet werden können. Die Anzahl der Kiemenreusendornen ermöglicht, zumindest in weiten Grenzen, die Unterscheidung der Coregonen in die planktonfressenden Schwebrenken (sehr hohe Anzahl) und die sich weitgehend von Bodenorganismen ernährenden Bodenrenken (niedrigere Anzahl). Die Kleine Maräne ist als typischer Planktonfresser bekannt. In diesem Zusammenhang wäre es sehr aufschlußreich, etwas über die Ernährungsgewohnheiten des Schnäpels der Treene, der eine relativ geringe Reusendornenanzahl (m = 31,62) aufweist, zu erfahren. Leider sind mir darüber aber keinerlei wissenschaftliche Arbeiten bekannt. Auch die Knochenelemente des Kiefers sind als Unterscheidungsmerkmal verschiedener Coregonengruppen geeignet. Besonders das Dentale scheint sich im Laufe der Coregonenevolution in seiner Form und relativen Länge verändert zu haben, da dieser Knochen bei den Coregonen mit unterständigem Maul (Kleine Maräne), oberständigem Maul (Schnäpel) und end- oder schwach unterständigem Maul (Laacher-See-Felchen, Obersee-Felchen, Starnberger-See-Renken und Chiemsee-Renken) die größten Unterschiede aufweist. Die Abbildung 11 zeigt das Dentale (Lateralansicht) der Populationen 1, 4, 6 und 5 an Hand von jeweils zwei Beispielen, die auch individuelle Unterschiede berücksichtigen.

Unter Berücksichtigung meiner Untersuchungen und der Ergebnisse anderer Autoren schlage ich vor, die Populationen 1—4 als *Coregonus* cf. *lavaretus*, die Population 6 als *C.* cf. *oxyrhynchus* und die Population 5 als *C. albula* anzusprechen.

Ein Untersucher, der Arten charakterisieren möchte, muß neben morphologischen Kriterien auch ökologische, physiologische und genetische Aspekte berücksichtigen, denn das wichtigste biologische Merkmal von guten Arten ist bekanntermaßen die reproduktive Isolation. Ob die Entwicklung der Felchentypen seit dem Ende der letzten Eiszeit auf eine Aufspaltung in gute Arten hinausläuft oder ob sie nur ein Ausdruck der potentiellen innerartlichen Ausformung ist, wird sich auch in Zukunft vermutlich nur sehr schwer klären lassen, da durch menschliche Einwirkungen der natürlichen Entwicklung der Felchentypen ein Riegel vorgeschoben wird.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut Bonn, danke ich für die vielen Anregungen und Ratschläge, mit der er diese Studie unterstützte. Weiterhin danke ich Herrn Dr. Klein (Bayerische Landesanstalt für Fischerei), Herrn Dr. Rösch (Institut für Seenforschung und Fischereiwesen Langenargen) und Herrn Hildebrandt (Vorsitzender des Sportfischervereins Treene-Friedrichsstadt) für die kostenlose Bereitstellung von Untersuchungsmaterial.

Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Studie wurden Köpfe verschiedener Coregonenpopulationen deutscher Gewässer untersucht. Es ließen sich drei Gruppen unterscheiden:

1. Die Laacher-See-Felchen, Obersee-Felchen, Starnberger-See-Renken und Chiemsee-Renken: *Coregonus* cf. *lavaretus*.

2. Die Schnäpel der Treene: *Coregonus* cf. *oxyrhynchus*.
3. Die Kleine Maräne des Wittensees: *Coregonus albula*.

Als geeignete Unterscheidungskriterien erwiesen sich die Anzahl der Kiemenreusendornen, die Kopfform, Augengröße und die Form und relative Größe des Prämaxillare, Maxillare, Supramaxillare, Dentale und Supraethmoids.

Es kann der Hypothese zugestimmt werden, daß es in Folge der Umweltveränderungen (z. B. Eutrophierung) und der Praxis der modernen Bewirtschaftungsmaßnahmen (künstliche Fischzucht, Coregonenübertragungen) zu einer gewissen Vereinheitlichung der Coregonenpopulationen gekommen ist. Insbesondere im Chiemsee hat sich der Bestand seit der letzten Untersuchung Waglers (1932) stark verändert und bezüglich seiner Morphologie (Anzahl der Kiemenreusendornen) den Populationen des Bodensees angeglichen.

Literatur

Berg, A. & E. Grimaldi (1966): Ecological relationship between planktophagic fish species in the Lago Maggiore. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 16: 1065—1073.

Dottrens, E. (1959): Systématique des corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. — Revue suisse Zool. 66 (1): 1—66.

Gasowska, M. (1960): Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare. — Ann. zool., Warszawa 18 (26): 471—513.

Gasowska, M. (1970): Osteological analyses of the forms of the species *Coregonus lavaretus* L. from Poland and their relationship to forms from other places. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 209—218.

Hartmann, J. & G. Knöpfler (1977): Zur Unterscheidung von Blaufelchen und Gangfisch. — Z. Binnenfischerei 27 (9): 49—50.

Hartmann, J. & H. Quoß (1982): „Sein oder Nichtsein": Der Gangfisch im Bodensee. — Der Fischwirt 32 (7): 52—54.

Hecht, W., M. Förster & M. Klein (1987): Biochemisch-genetische Untersuchung zur Frage der genetischen Differenzierung von Blaufelchen (*C. lavaretus wartmanni* Bloch) und Gangfisch (*C. lavaretus macrophthalmus* Nüsslin) aus dem Bodensee. — J. appl. Ichthyol. 3: 68—76.

Himberg, K.-J. M. (1970): A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 219—250.

Järvi, T. H. (1943): Zur Kenntnis der Coregonenformen Nord-Finnlands, insbesondere des Kuusamo-Gebietes. — Acta zool. fenn. 40: 1—91.

Karbe, L. (1964a): Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weiterer voralpiner Seen, ein Beitrag zu Problemen der Speziation in der Gattung *Coregonus*. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 2: 18—40.

Klein, M. (1980): Die Situation der Renkenfischerei am Starnberger See. — Fischer und Teichwirt 34: 227—232.

Kölbing, A. (1974): Der Starnberger See und die seinem Trophiegrad angemessene Bewirtschaftungsweise des Coregonenbestandes. — Veröff. zool. Staatssamml. München 17: 1—108.

Kozikowska, Z. (1961): Influence of the habitat on the morphology of fish, Small whitefisch, perch, selected elements. — Ekol. pol. A. 9 (27): 541—678.

Löffler, H. (1985): Enzym-elektrophoretische Untersuchung zur Artunterscheidung von Blaufelchen (*C. lavaretus wartmanni* Bloch) und Gangfischen (*C. lavaretus macrophthalmus* Nüsslin) aus dem Bodensee-Obersee, Bundesrepublik Deutschland. — Z. angew. Ichthyol. 1: 139—144.

Miegel, H. (1966): Die Coregonen des Laacher Sees. — Z. Fisch. 13: 393—432.

Norden, C. R. (1961): Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. — J. Fish. Res. Bd. Canada 18 (5): 679—791.

Nümann, W. (1978): Versuch einer Klassifizierung der Bodensee-Coregonen durch Vergleich kombinierter Merkmale und die Eingliederung des sogenannten Braunfelchens. — Arch. Hydrobiol. 82 (1—4): 500—521.
Redeke, H. C. (1934): Über den Rheinschnäpel, *C. oxyrhynchus* L. — Verh. d. Int. Vereinig. f. Limnologie VI: 352—357.
Reichenbach-Klinke, H. (1969): Fischereibiologische Untersuchungen an den Renken des Chiemsees und anderer oberbayerischer Seen. — AFZ 94: 84—85.
Rösch, R. (1986): Egg-size of pelagic and nearshore spawning coregonids (*C. lavaretus*) from Lake Constance. — Arch. Hydrobiol. 109 (4): 519—523.
Ruhlé, C. (1986): Contribution to the problem of differentiation of "Blaufelchen" (*C. lavaretus wartmanni* L.) and "Gangfisch" (*C. lavaretus macrophthalmus* L.) in Lake Constance. — Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 22: 283—289.
Shaposhnikova, G. K. (1970): On the taxonomy of whitefishes from the USSR. — In: Biology of Coregonid Fishes, University of Manitoba Press, Winnipeg: 195—208.
Steinmann, P. (1950—1951): Monographie der schweizerischen Coregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. — Schweiz. Z. Hydrol. 12: 109—189, 340—491.
Steinmann, P. (1959): Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen. — Revue suisse Zool. Vol. 66.
Svärdson, G. (1952): The Coregonid Problem IV: The significance of scales and gillrakers. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 33: 204—232.
Svärdson, G. (1957): The Coregonid Problem VI: The Palearctic species and their intergrades. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 38: 267—356.
Thienemann, A. (1922): Weitere Untersuchungen an Coregonen. — Z. Fisch. N. F. 1: 168—196.
Thienemann, A. (1926): Vom Laacher See und seinen Silberfelchen. — Kosmos 23: 135—141.
Wagler, E. (1932): Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes VI: Die Schwebrenken des Chiemsees. — Arch. Hydrobiol. 24: 282—300.
Wagler, E. (1941): Die Lachsartigen (Salmonidae). II. Coregonen. — Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, 3. Bd., Stuttgart, Schweizerbarck'sche Verlagsbuchhandlung: 371—501.

Axel Schmoll, Henri-Spaak-Straße 129, 5300 Bonn 1.